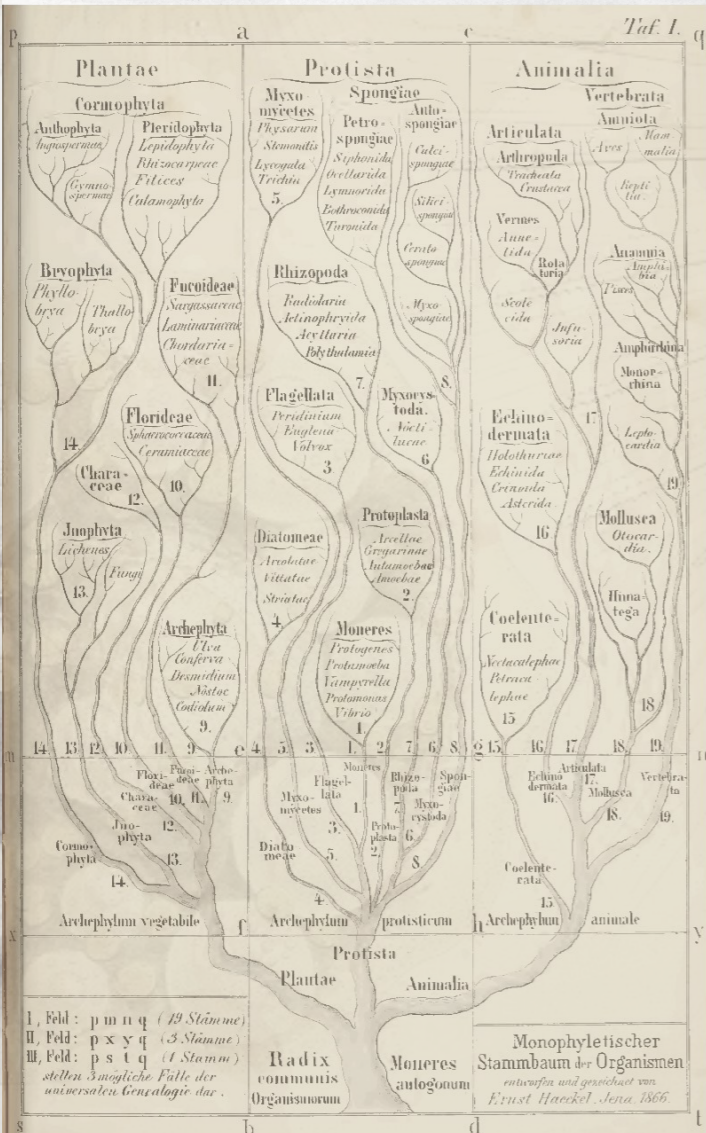


Οντογένεση & Φυλογένεση

# Η εξελικτική σκέψη στον 19ο αιώνα



Ιστορία της Βιολογίας

Σταύρος Ιωαννίδης, ΙΦΕ / ΕΚΠΑ

-Ο **Ernst Haeckel** (1834–1919) στη Γερμανία υποστηρικτής του Δαρβίνου, και από τους **σημαντικότερους θεωρητικούς του 19ου αιώνα**

-> σ' αυτόν οφείλουμε τους όρους **‘οικολογία’, ‘φύλο’** (phylum), **‘οντογένεση’, ‘φυλογένεση’**

-Γνωστός για την εργασία του, τη δεκαετία του 1860, πάνω στα Ακτινόζωα (Radiolaria), στα Ποροφόρα (σπόγγοι), στους Δακτυλιοσκώληκες (αρθρωτά ασπόνδυλα), και στα Πρώτιστα.

-Είναι επίσης γνωστός ως ο πρώτος βιολόγος που προσπαθεί να κατασκευάσει ένα γενεαλογικό δέντρο στο οποίο απεικονίζεται όλη η ιστορία της ζωής, στη βάση του οποίου βρίσκονται οι πιο απλοί μονοκύτταροι οργανισμοί, τους οποίους ονόμασε **Μονήρη**.

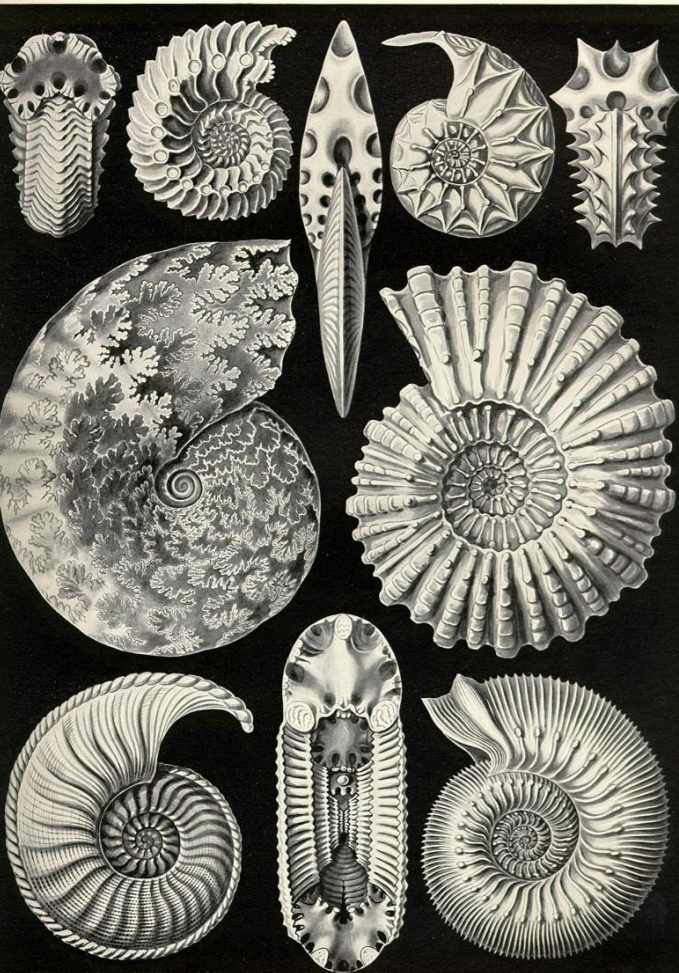
-Κάποιοι ιστορικοί θεωρούν ότι η επιρροή του Haeckel ήταν ακόμα σημαντικότερη και από του Δαρβίνου ως προς τη διάδοση της θεωρίας της εξέλιξης.

‘There are not many personalities who have **so powerfully influenced the development of human culture** —and that, too, **in many spheres**— as Haeckel’.

(Nordenskiöld 1929: 505-506)

# Haeckel, *Kunstformen der Natur*

Haeckel, *Kunstformen der Natur*. Tafel 44 — Ammonites.



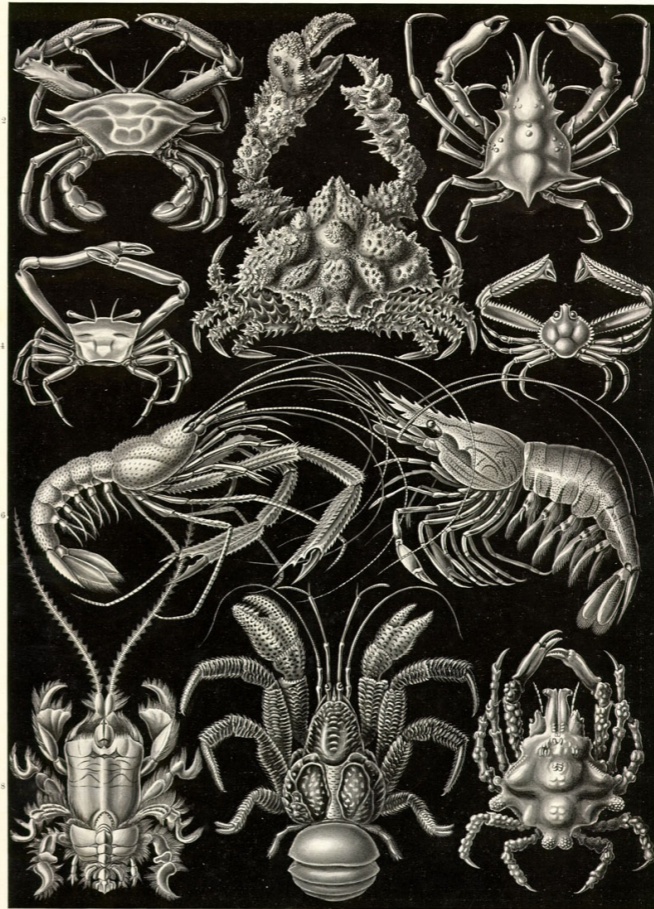
Ammonitida. — Ammonshörner.

Haeckel, *Kunstformen der Natur*. Tafel 61 — Autographis.



Phaeodaria. — Rostkrautlinge.

Haeckel, *Kunstformen der Natur*. Tafel 86 — Parthenope.

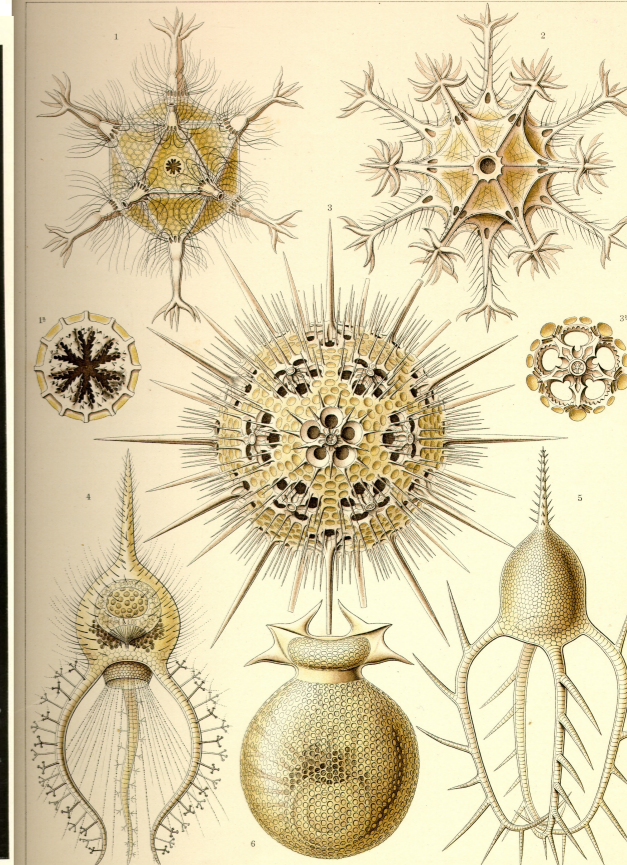


Decapoda. — Sechsfußkrebse.

Haeckel, *Kunstformen der Natur*. Tafel 93 — Arcyria.



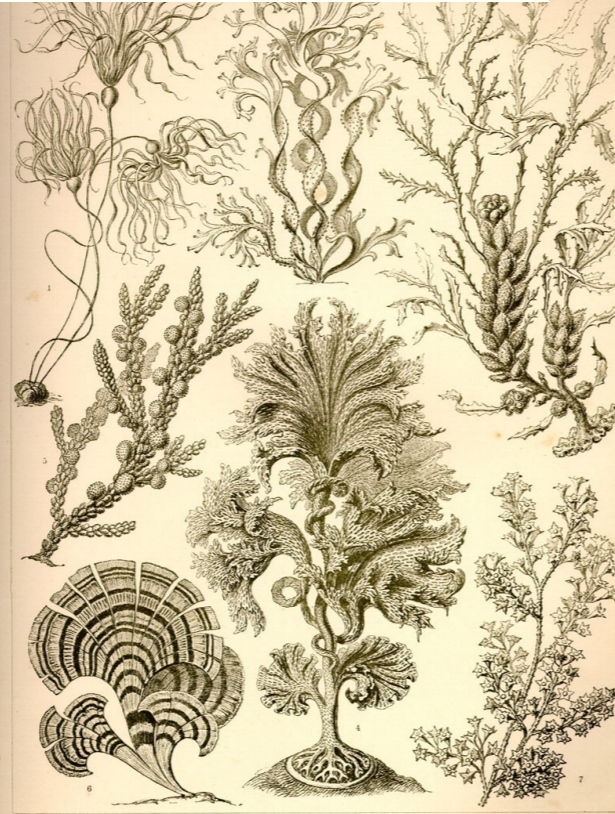
Haeckel, *Kunstformen der Natur*. Tafel 1 — Cirogonia.



Phaeodaria. — Rostkrautlinge.



Discomedusae. — Scheibenquallen.  
[http://www.mpi-zoo.mpg.de/~schubert/schubert\\_library.html](http://www.mpi-zoo.mpg.de/~schubert/schubert_library.html)



Fucoideae. — Brauntange.

Haeckel, *Kunstformen der Natur*. Tafel 53 — Murex.



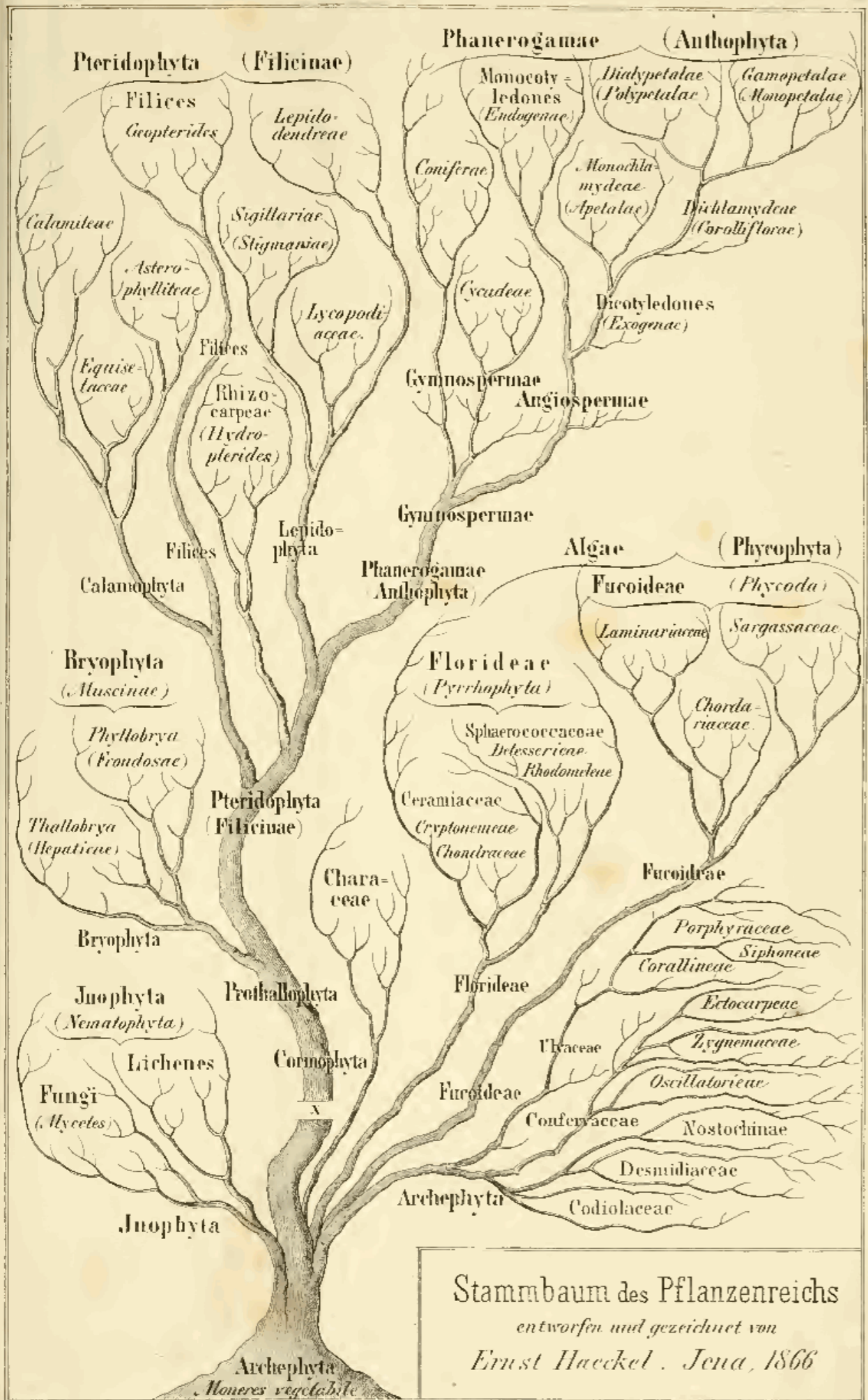
Prosobranchia. — Vorderkiemen-Schnecken.



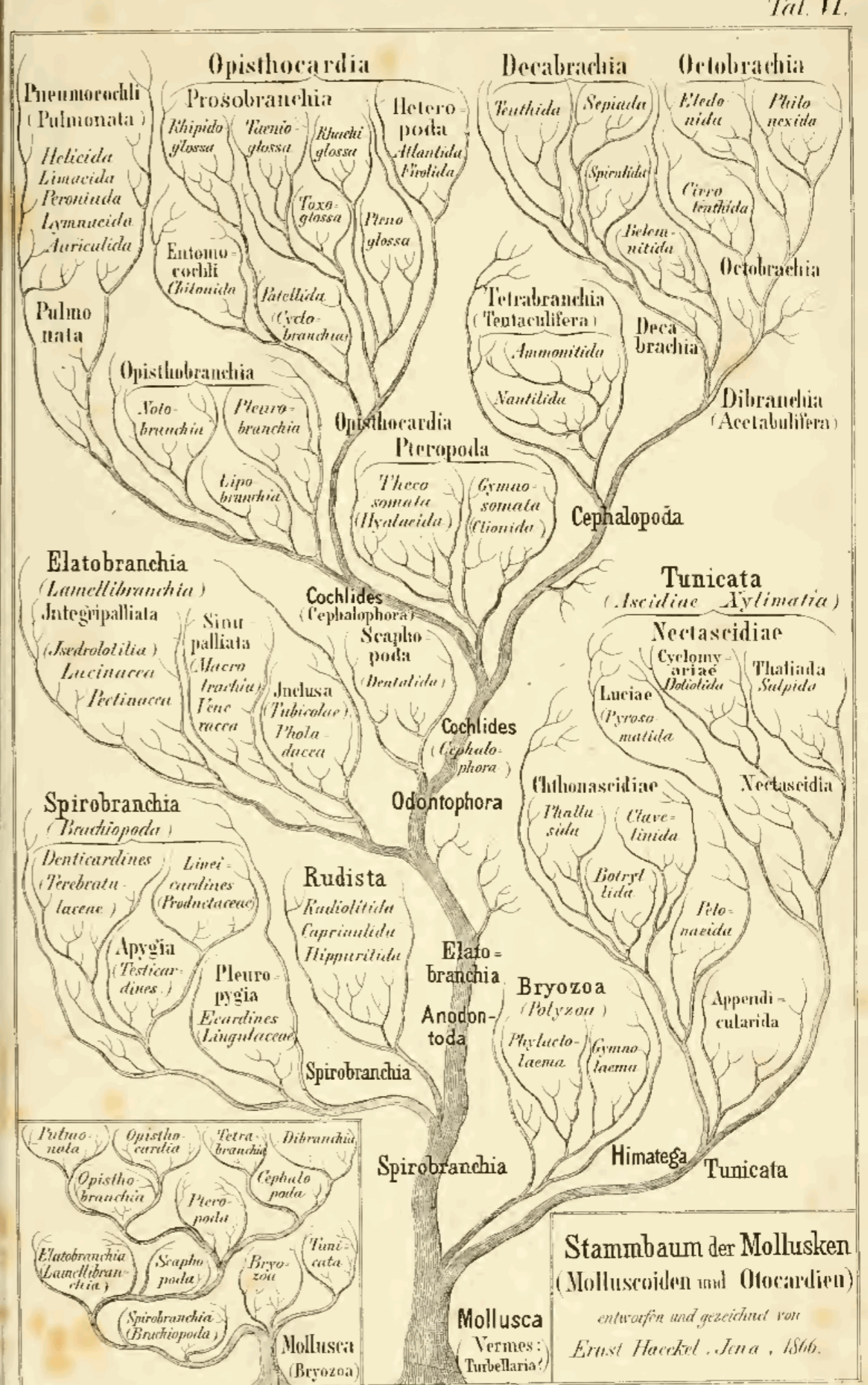
**Stammbaum der Wirbelthiere**  
 palaeontologisch begründet,  
 entworfen und gezeichnet von  
 Ernst Haeckel. Jena. 1866.

3. Die Linie  
 MN bezeichnet  
 die Gränze zwischen  
 den Anamniern  
 und den Amnioten

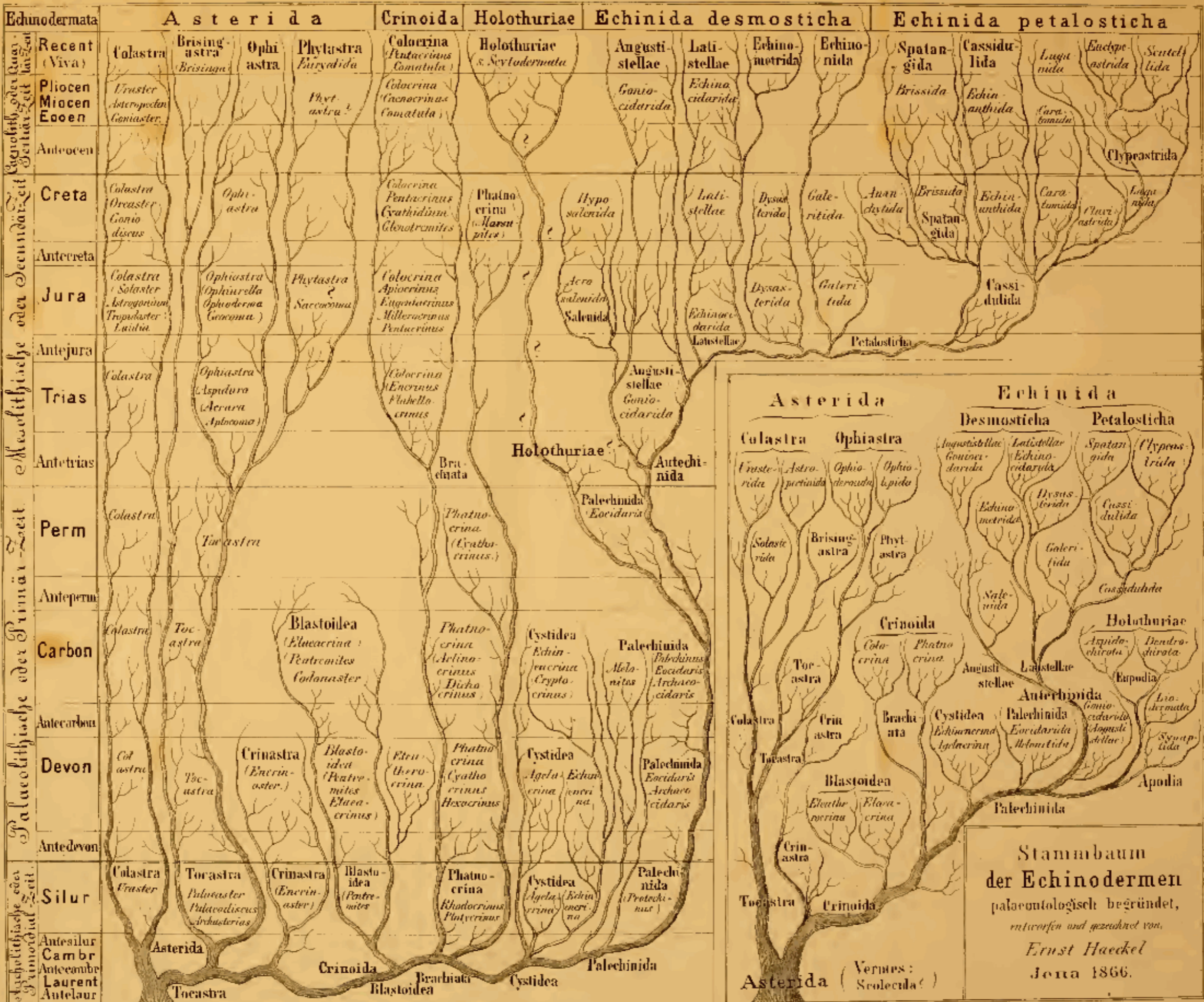
Φυλογενετικά  
 δέντρα από την  
*Generelle  
 Morphologie der  
 Organismen*  
 (1866): δέντρο  
 των  
 σπονδυλωτών.  
 Επόμενες  
 σελίδες: φυτά &  
 μαλάκια,  
 εχινόδερμα, και  
 τα 2 γενικά  
 δέντρα όλων  
 των  
 οργανισμών —  
 δεξιά το δέντρο  
 από το  
*Anthropogenie  
 oder  
 Entwicklungs-  
 geschichte des  
 Menschen*  
 (1874)



Stammbaum des Pflanzenreichs  
entworfen und gezeichnet von  
Ernst Haeckel. Jena, 1866

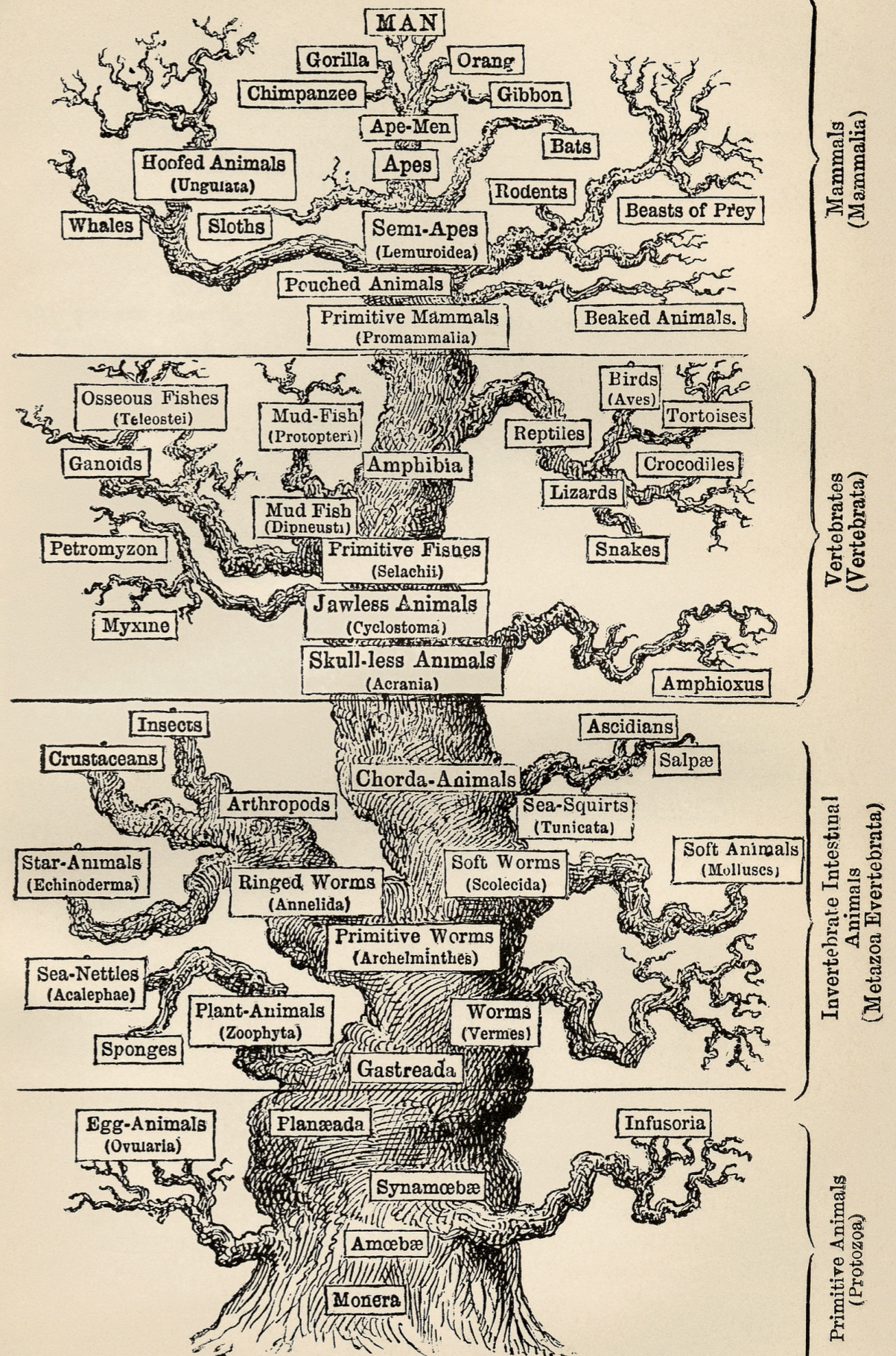


Stammbaum der Mollusken  
(Molluscoiden und Opisthocardien)  
entworfen und gezeichnet von  
Ernst Haeckel. Jena, 1866.



Stammbaum der Echinodermen palaeontologisch begründet, entworfen und gezeichnet von Ernst Haeckel Jena 1866.

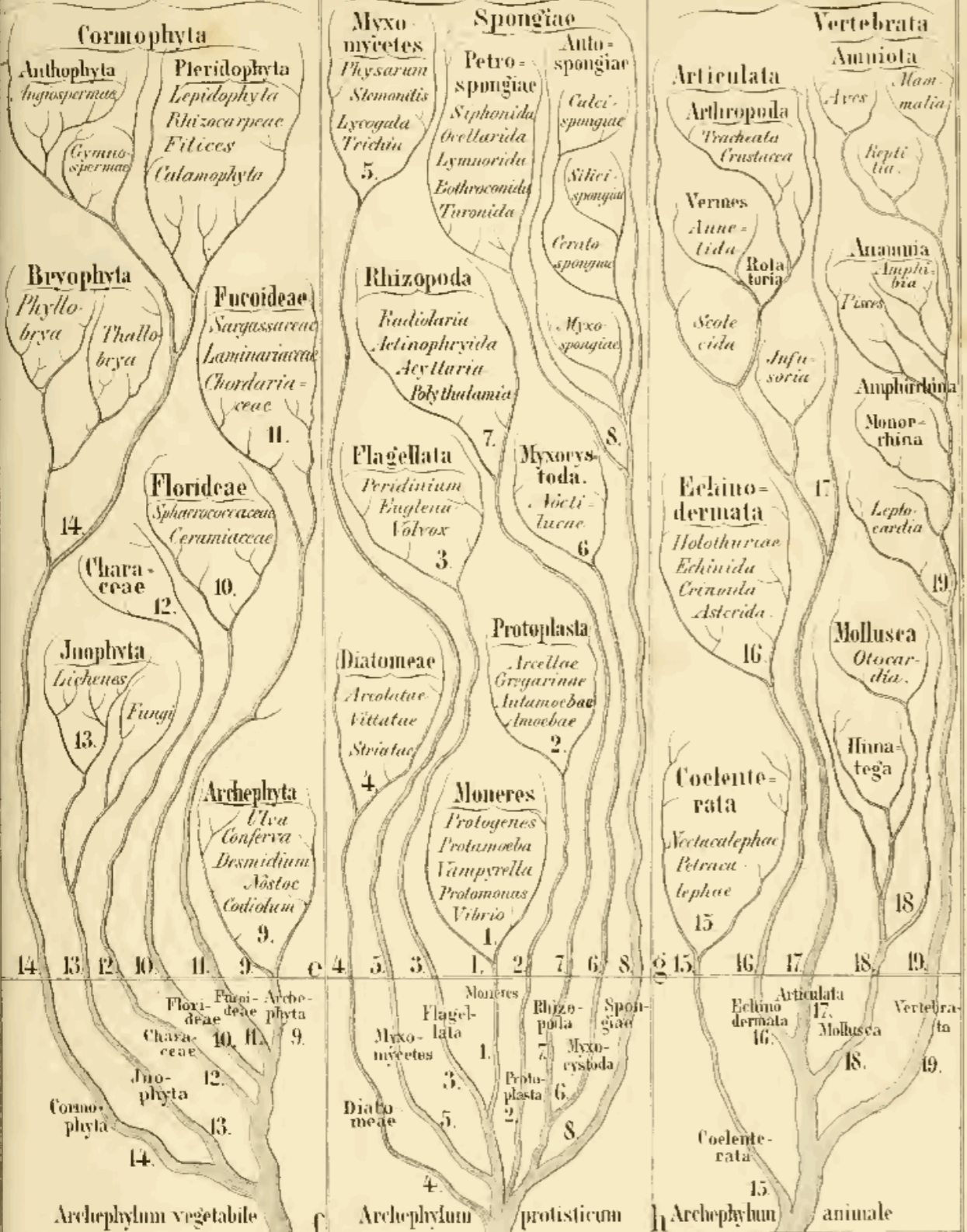
PEDIGREE OF MAN.



Plantae

Protista

Animalia



I, Feld: p m n q (19 Stämme)  
 II, Feld: p x y q (3 Stämme)  
 III, Feld: p s t q (1 Stamm)  
 stellen 3 mögliche Fälle der  
 universalen Genealogie dar.

Radix  
 communis  
 Organismorum

Monophyletischer  
 Stammbaum der Organismen  
 entworfen und gezeichnet von  
 Ernst Haeckel, Jena, 1866.



Πάνω: σε ηλικία 26 χρονών, μετά τη διαμονή στην Ιταλία  
Αριστερά: Στις Κανάριες Νήσους με τον βοηθό του,  
Nicholas Miklouho-Maclay (1866)





Haecckel 1906 (αριστερά), 1915 (δεξιά, με  
κρανίο γορίλα)

-Έγραψε εκτενώς σχετικά με τις συνέπειες της εξέλιξης για τη φιλοσοφία, τη θρησκεία, και την ανθρώπινη κοινωνική πρόοδο.  
-Το πιο δημοφιλές βιβλίο του ήταν 'Ο Γρίφος του Σύμπαντος' [The Riddle of the Universe] (1899).

-> από τις μεγαλύτερες επιτυχίες στην ιστορία του βιβλίου: πουλάει **100,000** αντίτυπα τον πρώτο χρόνο της κυκλοφορίας του, κάνει 10 εκδόσεις μέχρι το 1919, μεταφράζεται σε 25 γλώσσες, σχεδόν μισό εκατομμύριο αντίτυπα μόνο στη Γερμανία μέχρι το 1933.

-Γεννημένος στο Potsdam της Πρωσίας (σημερινή Γερμανία), ο Haeckel σπουδάζει ιατρική στο Würzburg και στο Πανεπιστήμιο του Βερολίνου, και το 1865 γίνεται καθηγητής ζωολογίας στην Jena -μέχρι και τη συνταξιοδότησή του το 1909.

-Ήταν χριστιανός μέχρι να διαβάσει την *Καταγωγή*, η οποία μεταφράζεται στα γερμανικά το 1860 -από τότε θα γίνει **υπερασπιστής του υλισμού και της αντι-ιδεαλιστικής σκέψης**.

-Ενώ στην **Αγγλία** οι **υλιστές** ταρακουνούσαν τις παραδοσιακές πεποιθήσεις, στη **γερμανική** σκέψη κυριαρχούσε η επιρροή της **ιδεαλιστικής** φιλοσοφίας του **Hegel**, του **Schelling**, καθώς και άλλων που είχαν απομακρυνθεί από τον υλισμό του Διαφωτισμού.

-Οι Γερμανοί **φιλόσοφοι της φύσης** (Naturphilosophen) θεωρούσαν ότι ένα πνεύμα ή μια δημιουργική οργανωτική δύναμη στη φύση της προσδίδει σκοπό και παράγει την προοδευτική τελειότητα των δημιουργημάτων του Θεού.

-ο Haeckel στρέφει τα πυρά του **εναντίον** του ιδεαλισμού και των υπερφυσικών εξηγήσεων

-Σημαντικό ζήτημα στη διαμάχη μεταξύ εξελικτιστών και αντι-εξελικτιστών: **όργανα** και γενικά μέρη του σώματος **που δεν έχουν κάποιο εμφανή σκοπό.**

-> Πρόβλημα για τους αντι-εξελικτιστές

Παράδειγμα: οι μύες που κινούν το ανθρώπινο αυτί

-> ο Haeckel θεώρησε ότι οι μύες αυτοί βρίσκονταν σε πορεία εξαφάνισης.

-αλλά ιδιαίτερα εστίασε στις **εμβρυολογικές ενδείξεις** για την εξέλιξη

-> για τον Δαρβίνο, η εμβρυολογία παρέχει τις πιο ισχυρές ενδείξεις υπέρ της μεταλλαγής των ειδών

-> αν κάθε είδος έχει δημιουργηθεί ανεξάρτητα, θα έπρεπε να υπάρχει μια **ξεκάθαρη πορεία** από το γονιμοποιημένο ωάριο στο νεογνό.

-αλλά οι εμβρυολόγοι βρήκαν ότι κάθε άλλο παρά αυτό συμβαίνει

-> η πορεία αυτή είναι **εξαιρετικά πολύπλοκη** και γεμάτη '**παρακάμψεις**'.

-> τα έμβρυα των σπονδυλωτών που ζουν στην ξηρά περνούν από ένα στάδιο όπου έχουν **βραγχιακές σχισμές** (εξαφανίζονται αργότερα, στα ψάρια παραμένουν)

-> οι μπαλενοφόρες φάλαινες αναπτύσσουν ως έμβρυα, **δόντια**

-> τα ανώτερα σπονδυλωτά έχουν ως έμβρυα **νωτοχορδή**, μια εύκαμπτη ράβδο που αναπτύσσεται στη ράχη του εμβρύου, ένα χαρακτηριστικό που έχουν κάποια χορδωτά -ασκίδια και amphioxus.

-η συγκριτική εμβρυολογία παρείχε τα κριτήρια για τις **ομολογίες**, και έτσι ήταν το μέσο για την ανακάλυψη των **συγγενειών** και της **γενεαλογίας** των οργανισμών.

-> σκοπός του κλάδου της εξελικτικής εμβρυολογίας ήταν η ανακάλυψη προγονικών μορφών κοινών σε όλους τους οργανισμούς μιας ομάδας.

-η κύρια ιδέα μεταξύ των εξελικτικών εμβρυολόγων, την οποία και υποστηρίζει στα γραπτά του και διαδίδει ο Haeckel, είναι ότι η πορεία της ανάπτυξης από το έμβρυο στο νεογνό, αποτελεί **μια καταγραφή της πορείας της εξέλιξης**.

-> με άλλα λόγια, στη διάρκεια της ανάπτυξης, τα σημαντικά βήματα της εξέλιξης **επαναλαμβάνονται**

-> Haeckel: **η οντογένεση ανακεφαλαιώνει τη φυλογένεση**

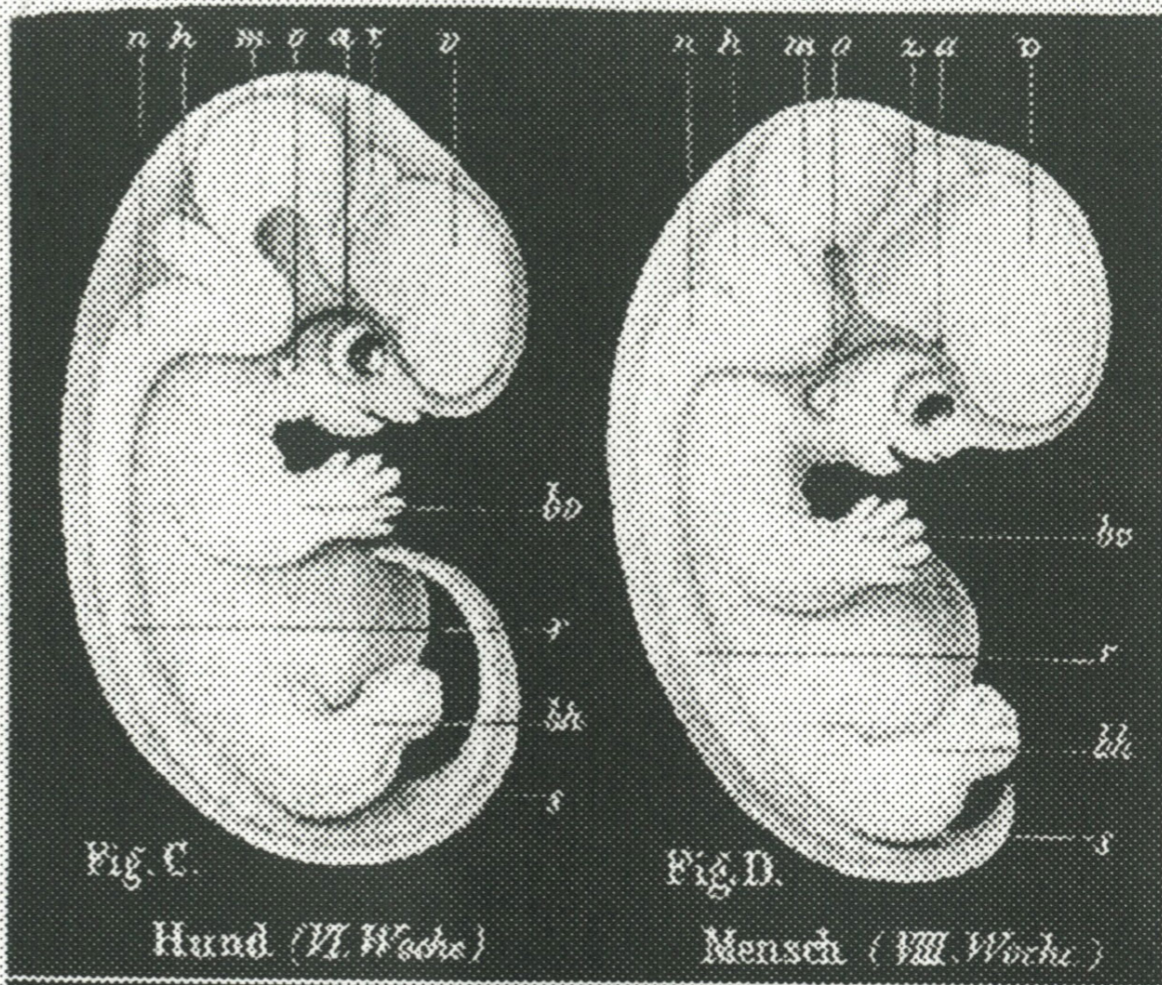
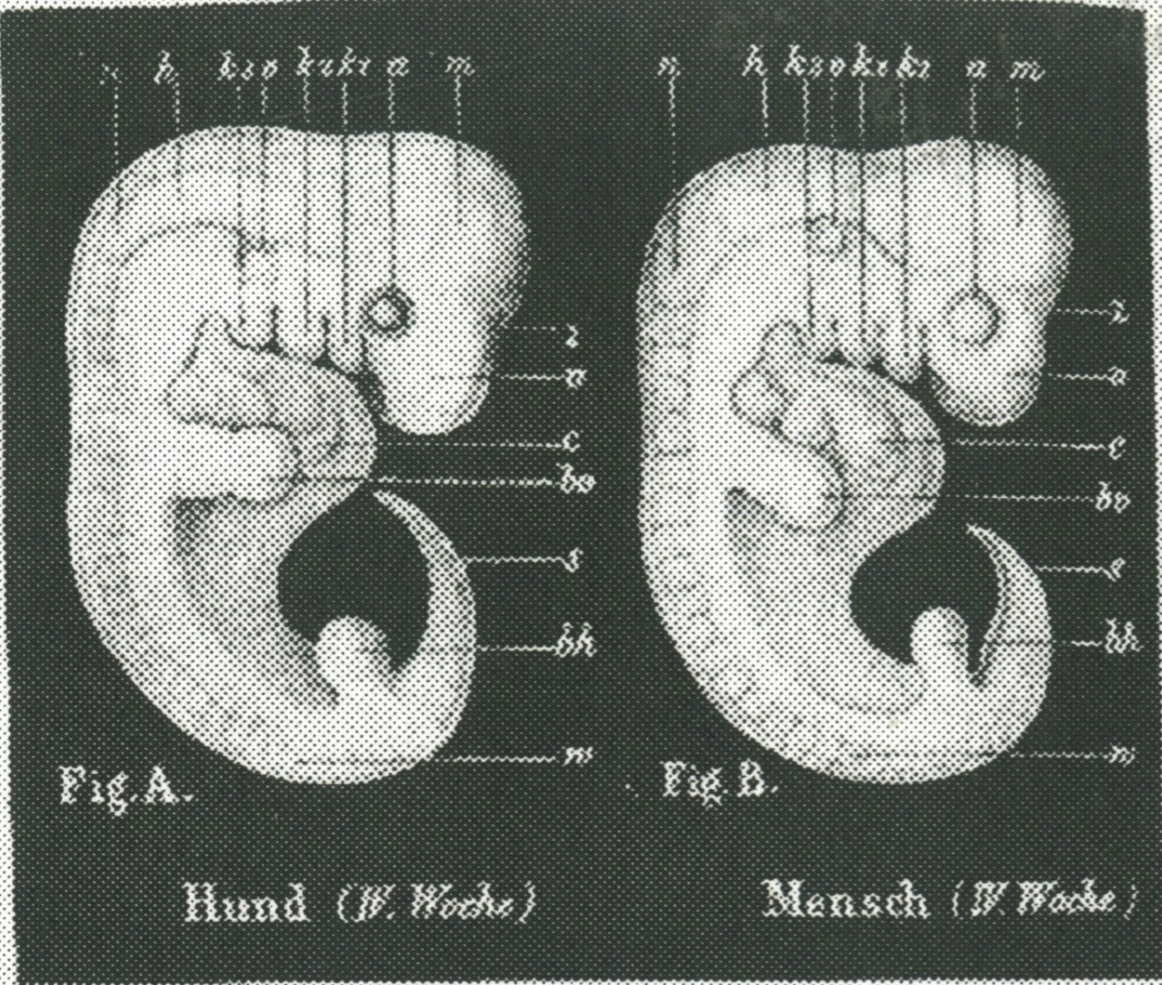
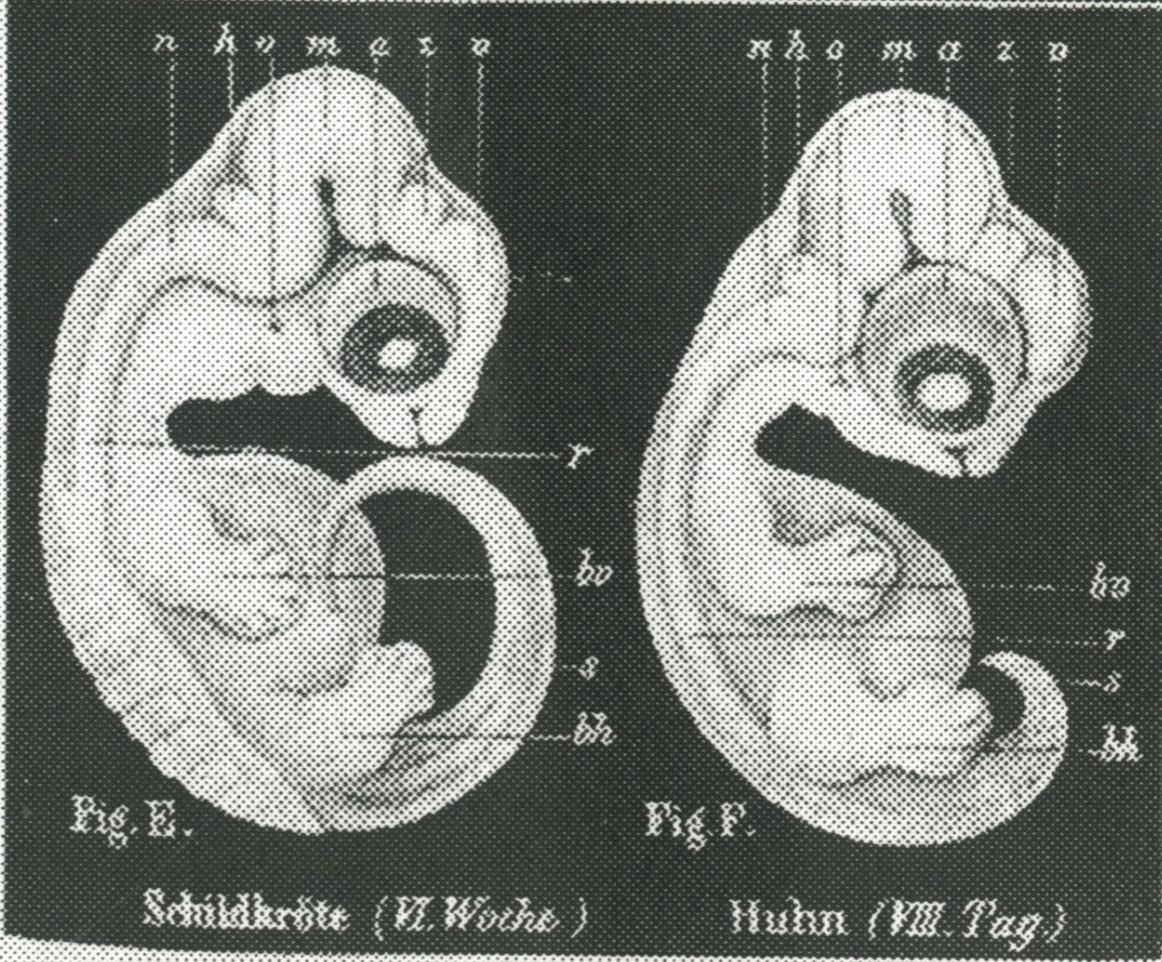


Fig. A. Keim des Hundes, 5<sup>l</sup> lang (aus der vierten Woche). Fig. B. Keim des Menschen, 5<sup>l</sup> lang (aus der vierten Woche). Fig. C. Keim des Hundes, 8<sup>l</sup>/<sub>2</sub> lang (aus der sechsten Woche). Fig. D. Keim des Menschen, 8<sup>l</sup>/<sub>2</sub> lang (aus der achten Woche). Fig. E. Keim der Schildkröte, 7<sup>l</sup> lang (aus der sechsten Woche). Fig. F. Keim des Huhns, 7<sup>l</sup> lang (acht Tage alt). Fig. A und B sind 5mal, Fig. C—F 4mal vergrössert. Die Buchstaben haben in allen sechs Figuren dieselbe Bedeutung. + Vorderhirn. z Zwischenhirn. m Mittelhirn. k Hinterhirn. n Nachhirn. r Rückenmark. a Auge. o Ohr. k1, k2, k3 erster, zweiter und dritter Kiemenbogen. a Wirbel. c Herz. bo Vorderbein. bh Hinterbein. s Schwanz.



Αριστερά και δεξιά πάνω: έμβρυα σκύλου και ανθρώπου 4 εβδομάδων και 6 εβδομάδων, αντίστοιχα.

Δεξιά κάτω: έμβρυο χελώνας 6 εβδομάδων και έμβρυο κότας 8 ημερών (1868)

Fig. 9.

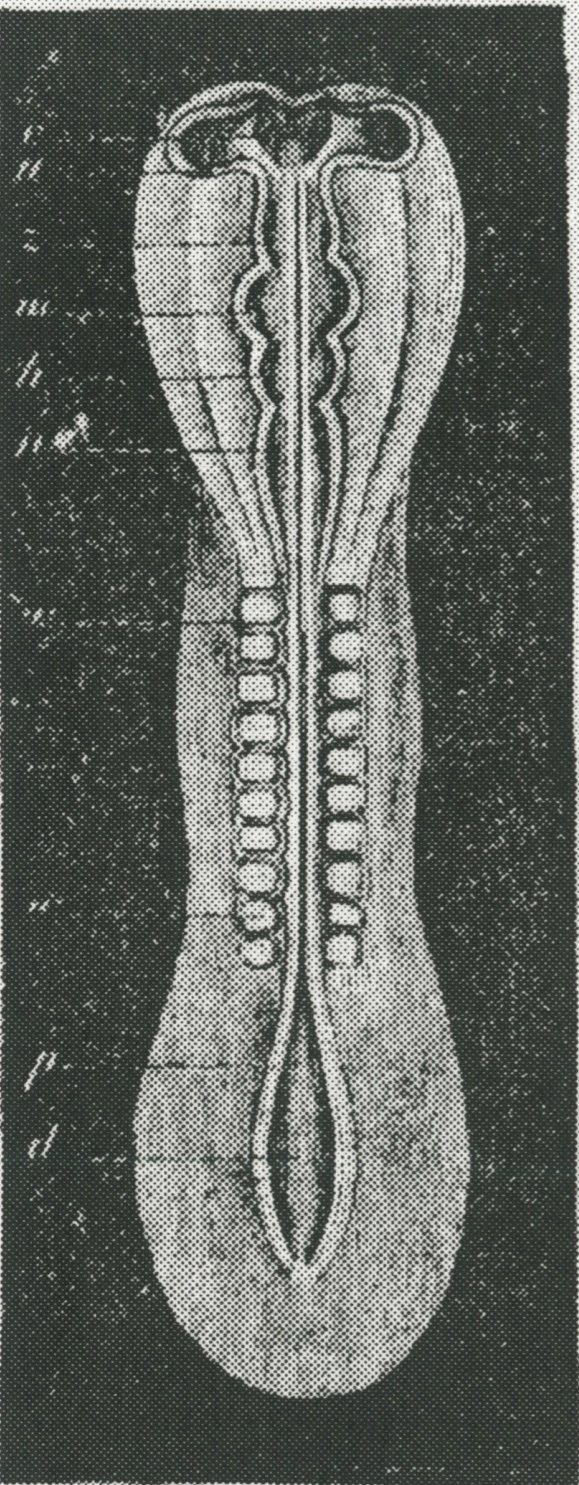


Fig. 10.

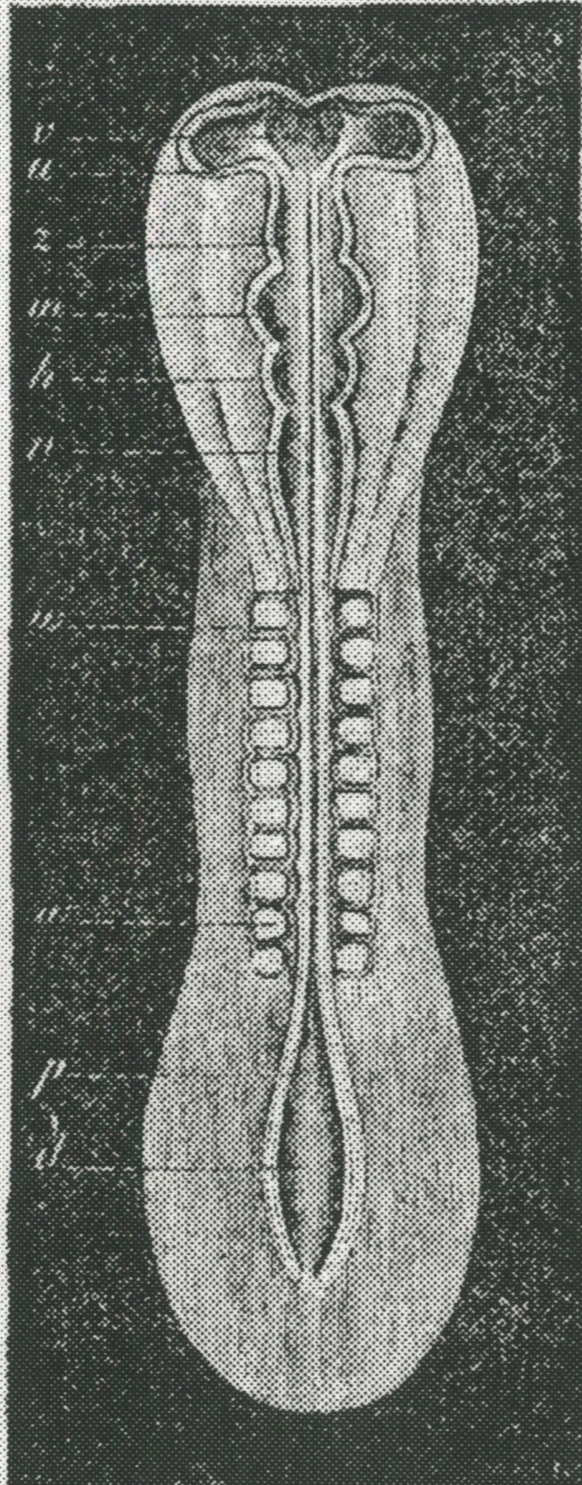


Fig. 11.

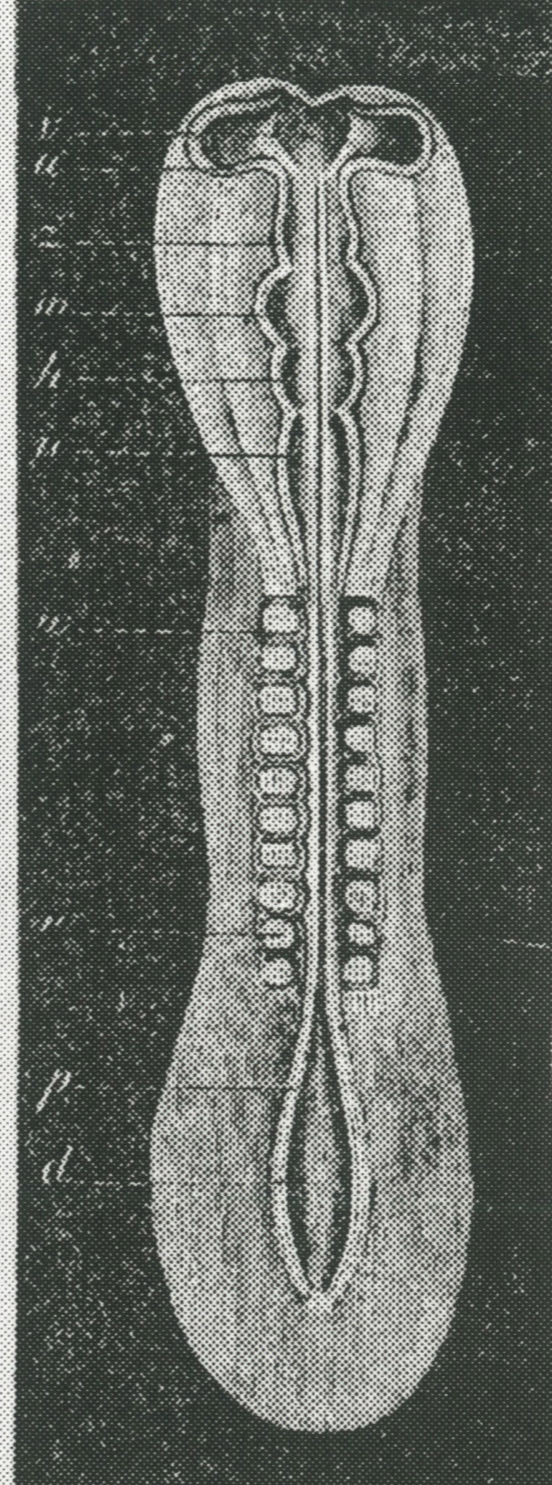
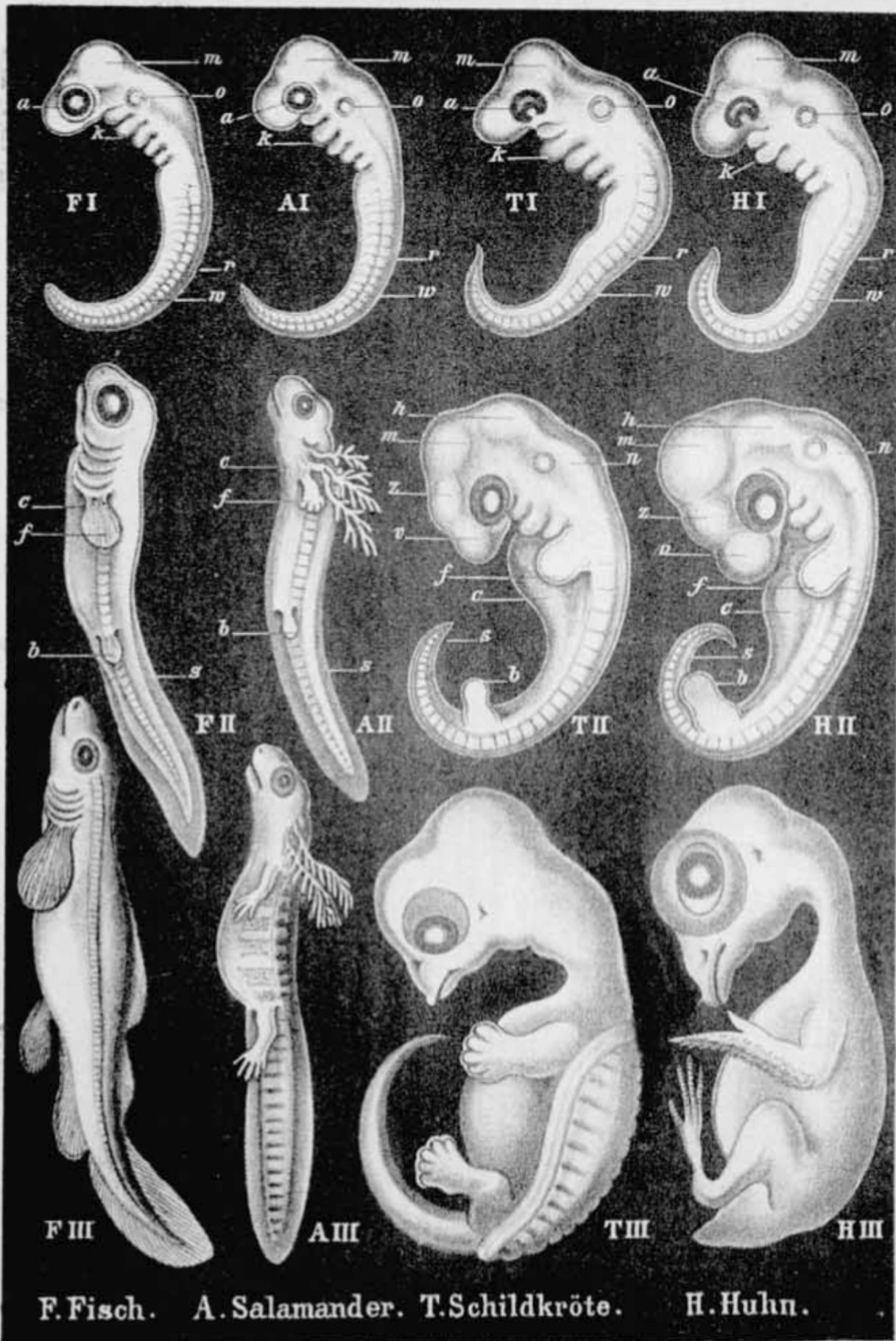


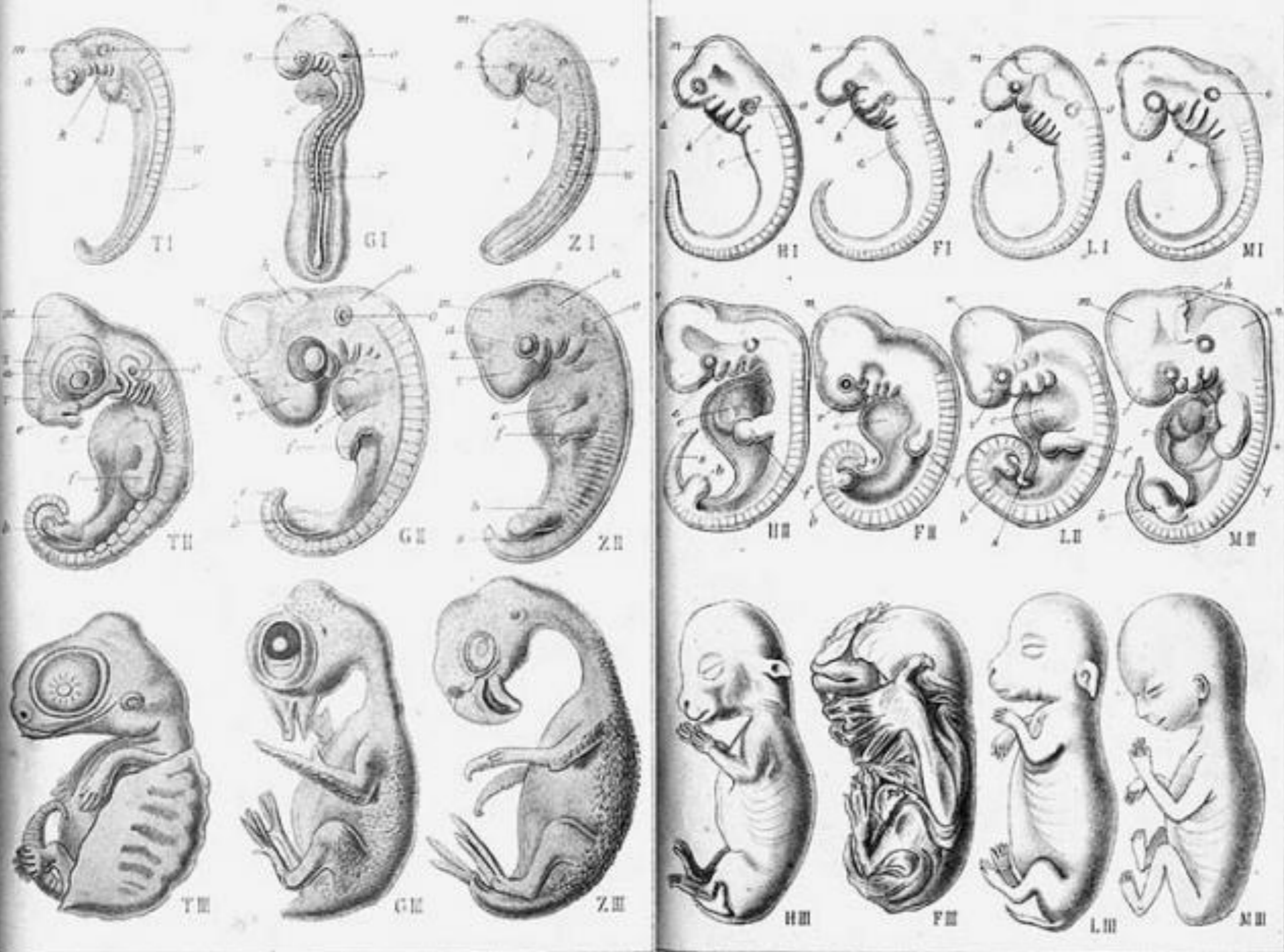
Fig. 9. Embryo des Hundes. Fig. 10. Embryo des Fuhns. Fig. 11. Embryo der Schildkröte. Alle drei Embryonen sind genau aus demselben Entwicklungsstadium genommen, in dem soeben die fünf Hirnblasen angelegt sind. Die Buchstaben bedeuten in allen drei Figuren dasselbe: v Vorderhirn. z Zwischenhirn. m Mittelhirn. h Hinterhirn. n Nachhirn. p Rückenmark. a Augenblasen. w Urwirbel. d Rückenstrang oder Chorda.

Πρώιμα έμβρυα  
σκύλου, κότας και  
χελώνας (1868)



Πίνακας από την *Anthropogenie* (1874): έμβρυα ψαριού, σαλαμάνδρας, χελώνας, κότας, γουρουνιού, αγελάδας, κουνελιού, και ανθρώπου





E. Necker del. Lith. Anst. v. Wittich, Bonn. Beckel del. Lith. Anst. v. Wittich, Bonn.  
**T. Schildkröte**      **G. Huhn**      **Z. Strauss**      **H. Hund**      **F. Fledermaus**      **L. Kaninchen**      **M. Mensch**

Από την 4η έκδοση της Anthropogenie (1891): οι εικονογραφήσεις γίνονται πιο ακριβείς

-η ιδέα ενός παραλληλισμού μεταξύ της πορείας της ανάπτυξης ενός οργανισμού, από τη μια, και της φυσικής τάξης των οργανισμών από τα κατώτερα στα ανώτερα, από την άλλη, είναι πολύ παλιά -μπορεί να βρεθεί στους αρχαίους Έλληνες

-Σημαντικό παράδειγμα:

ο Αριστοτέλης ταξινομεί τους οργανισμούς σε 3 κατηγορίες, ανάλογα με το είδος της ψυχής:

-> αυτούς που έχουν θρεπτική ψυχή (το 'θρεπτικόν'), δηλ τα **φυτά**

-> αυτούς που έχουν θρεπτική και αισθητική ψυχή ('αισθητικόν'), δηλ τα **ζώα**

-> αυτούς που έχουν επιπλέον και λογική ψυχή ('διανοητικόν'), δηλ οι **άνθρωποι**

-ο Αριστοτέλης θεώρησε ότι κατά τη διάρκεια της **ανάπτυξης** αυτά τα 3 είδη ψυχής **εμφανίζονται διαδοχικά**.

-στις αρχές του 19ου αιώνα, κάποιοι υπερβατολογικοί ανατόμοι (transcendental anatomists) θεωρούν ότι η ανάπτυξη ενός ανώτερου ζώου περνάει από τα **ενήλικα στάδια** των ζώων που βρίσκονται πιο **κάτω** στην **ιεραρχία**.

-> π.χ. τα πουλιά και τα θηλαστικά περνούν από ένα στάδιο ψαριού, όπως δείχνουν οι βραγχιακές σχισμές στα αντίστοιχα έμβρυα.

-η ιδέα αυτή ενός παραλληλισμού μεταξύ των σταδίων της οντογένεσης και των σταδίων της μεγάλης αλυσίδας της ύπαρξης, έγινε γνωστή ως ο νόμος Meckel-Serrés.

-Για τους φιλοσόφους της φύσης, αυτό αποτελούσε ένδειξη της **ενότητας της φύσης** και του **σχεδίου του Θεού**.

-> π.χ. για τον Lorenz Oken, ολόκληρο το ζωικό βασίλειο, από τους πιο απλούς οργανισμούς ως τον άνθρωπο, είναι στην πραγματικότητα **ένα άτομο**, όπως φαίνεται από το έμβρυο των θηλαστικών, το οποίο περνάει από όλα τα βασικά στάδια -είναι πρώτα πολύποδας, μετά σαλιγκάρι, στη συνέχεια ψάρι, αμφίβιο, και εν τέλει φτάνει στη δική του ομοταξία [class], και γίνεται θηλαστικό.

-αυτή η άποψη ενός 'υπερβατικού ανακεφαλαιωτισμού' ενήλικων μορφών κατά τη διάρκεια της ανάπτυξης τροποποιείται από τον Karl Ernst von Baer (1792 -1876), και γίνεται ανακεφαλαιωτισμός **εμβρυϊκών τύπων** (αντί για ενήλικων).

-Το 1828 διατυπώνει τον **βιογενετικό του νόμο (biogenetic law)**, σύμφωνα με τον οποίο η ανάπτυξη προχωρεί από το **γενικό** και **απλό** στο **ειδικό** και πιο **πολύπλοκο**.

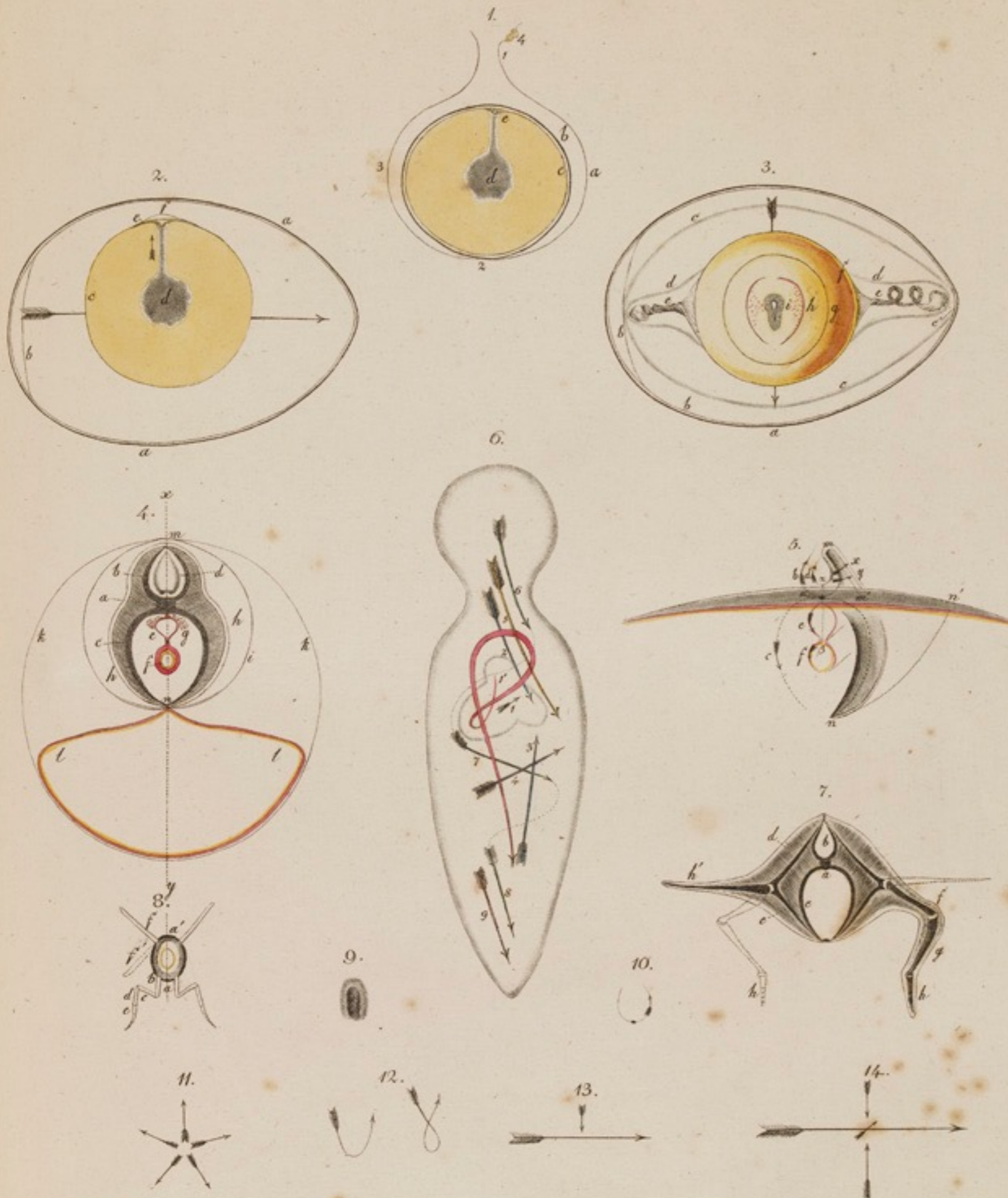
-ο von Baer πρόσεξε ότι κατά τη διάρκεια της ανάπτυξης, τα έμβρυα διαδοχικά προσθέτουν όργανα, που είναι χαρακτηριστικά της θέσης τους στη φυσική τάξη.

-Τα πρώτα χαρακτηριστικά που εμφανίζονται είναι τα χαρακτηριστικά του **φύλου** [phylum], τα οποία ακολουθούνται από τα χαρακτηριστικά της **ομοταξίας** [class], της **τάξης** [order], της **οικογένειας** [family], του **γένους**, και τέλος του **είδους**.

-έτσι, το ανθρώπινο έμβρυο είναι πρώτα ένα μοναδικό κύτταρο, στη συνέχεια μια αποικία κυττάρων (όπως ένας σπόγγος), μετά φτάνει το επίπεδο οργάνωσης που έχουν τα μαλάκια κ.ο.κ.

-Ο von Baer **δεν** χρησιμοποιεί τον βιογενετικό νόμο υπέρ της εξέλιξης

-> η αναπτυξιακή αλληλουχία του εμβρύου είναι παράλληλη με την ταξινομική τάξη της ζωής από τους απλούστερους στους πολυπλοκότερους οργανισμούς.

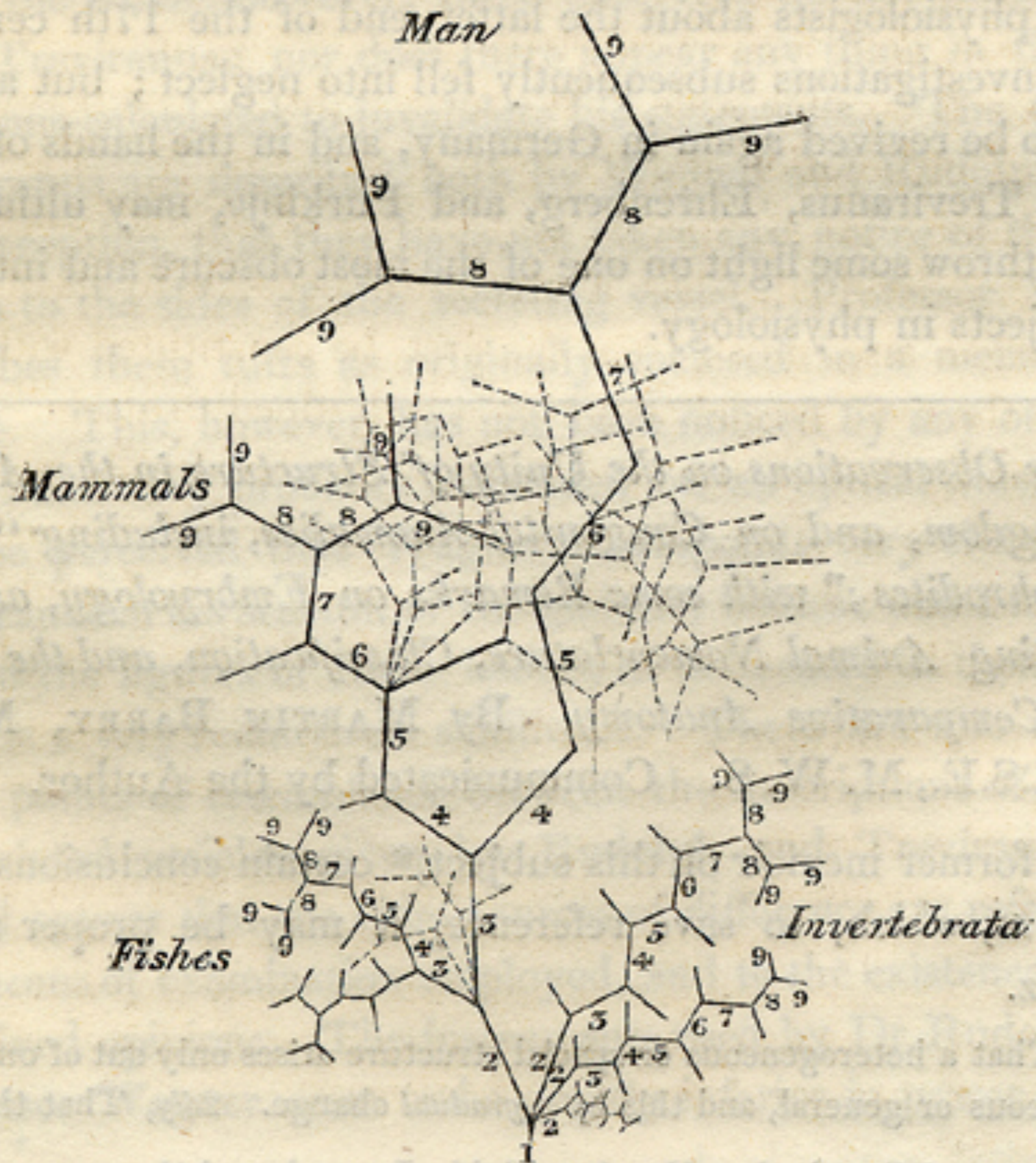


Πάνω: Ernst von Baer  
 Αριστερά: Πίνακας από το βιβλίο του von Baer *Über Entwicklungsgeschichte der Thiere* (1828) —ιδανικές μορφές ανάπτυξης σε διάφορα έμβρυα: πάνω αυγό κότας, 4-7 έμβρυο σπονδυλωτού και οι διάφορες κινήσεις κατά την ανάπτυξή του, 11-14 οι κινήσεις της ανάπτυξης στους 4 τύπους οργανισμών (ακτινωτά-μαλάκια-αρθρωτά-σπονδυλωτά).

*The Tree of Animal Development ;*

Shewing fundamental Unity in Structure, and the causes of variety; the latter consisting in *Direction* and *Degree* of development.

Fig. 12.



Το 'δέντρο της ζωικής ανάπτυξης' του Martin Barry (1837). Όλοι οι οργανισμοί αρχίζουν από το ίδιο σημείο, και διαφοροποιούνται κατά την ανάπτυξή τους.

-Αλλά το 1866, ο Haeckel **μετασχηματίζει** τον νόμο του von Baer σε έναν **υλιστικό εξελικτικό νόμο της ανακεφαλαίωσης**.

Haeckel:

‘The history of individual development, or Ontogeny is a short and quick recapitulation of palaeontological development, or Phylogeny’

-> για τον Haeckel, η **φυλογένεση** είναι η **αιτία** των σταδίων της **οντογένεσης**

-> κάθε οργανισμός είναι ένα **ιστορικό αρχείο**, γιατί διατηρεί τις μορφές των προγόνων του στα στάδια της ανάπτυξης του εμβρύου.

-ενώ ο von Baer τόνισε τις εμβρυϊκές ομοιότητες, σύμφωνα με την ανακεφαλαιωτική θεωρία του Haeckel οι απόγονοι ανακεφαλαιώνουν τα **ενήλικα στάδια** των προγόνων τους.

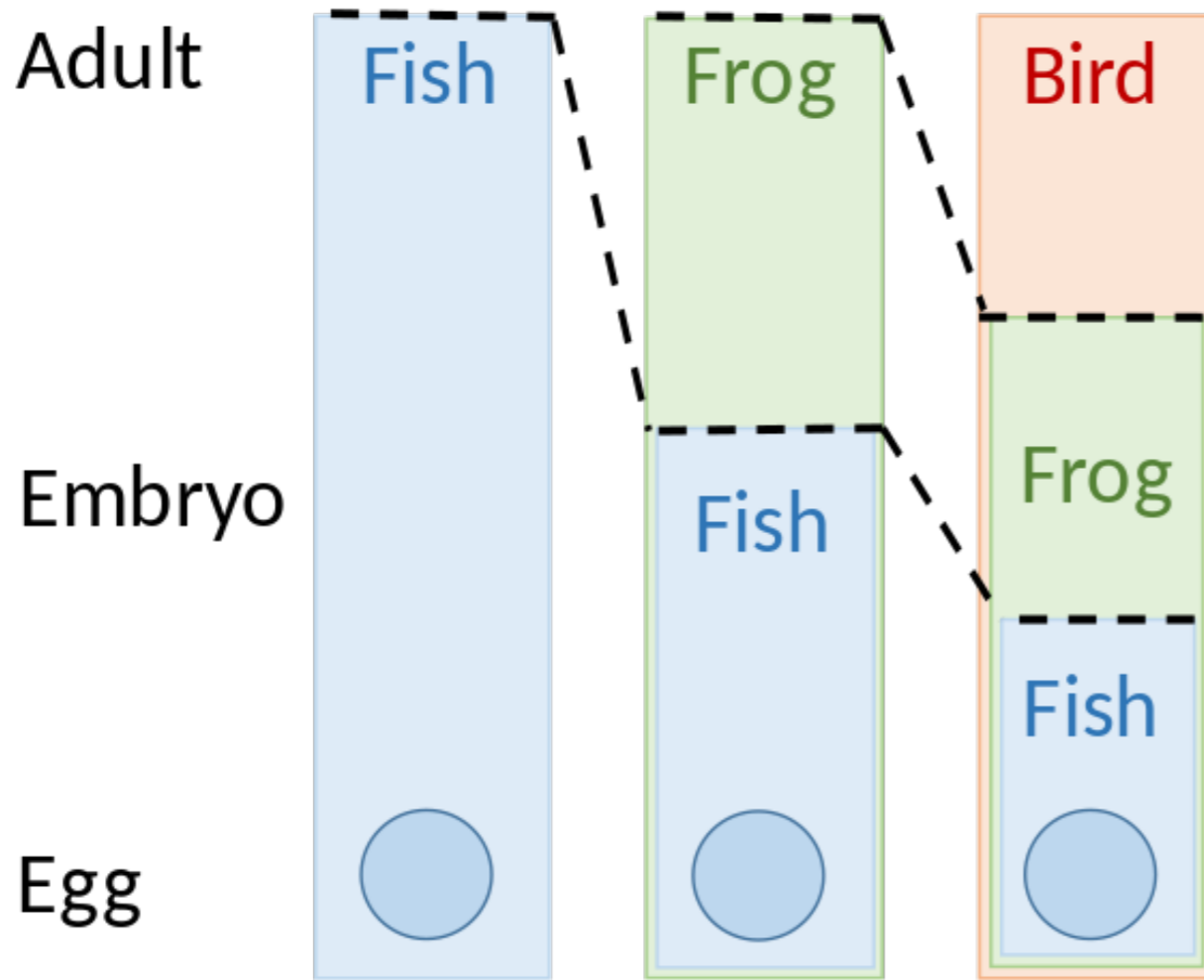
-> η ιδέα του ήταν ότι καινούριες τροποποιήσεις της ενήλικης μορφής προστίθενται στο σχετικά αμετάβλητο έμβρυο στην πορεία διαδοχικών γενεών.

-αν και η εμβρυολογική έρευνα για κοινές προγονικές μορφές ήταν κεντρικής σημασίας για την ανάπτυξη της εξελικτικής θεωρίας, η προσέγγιση αυτή θα **ατονήσει** προς τα τέλη του 19<sup>ου</sup> αιώνα

-> οι εμβρυολόγοι συνειδητοποιούν ότι το μοντέλο του Haeckel δεν ισχύει: τα έμβρυα περνούν από στάδια που συχνά μοιάζουν με τα **εμβρυϊκά** στάδια των προγόνων τους, και όχι με τα **ενήλικα** στάδια.

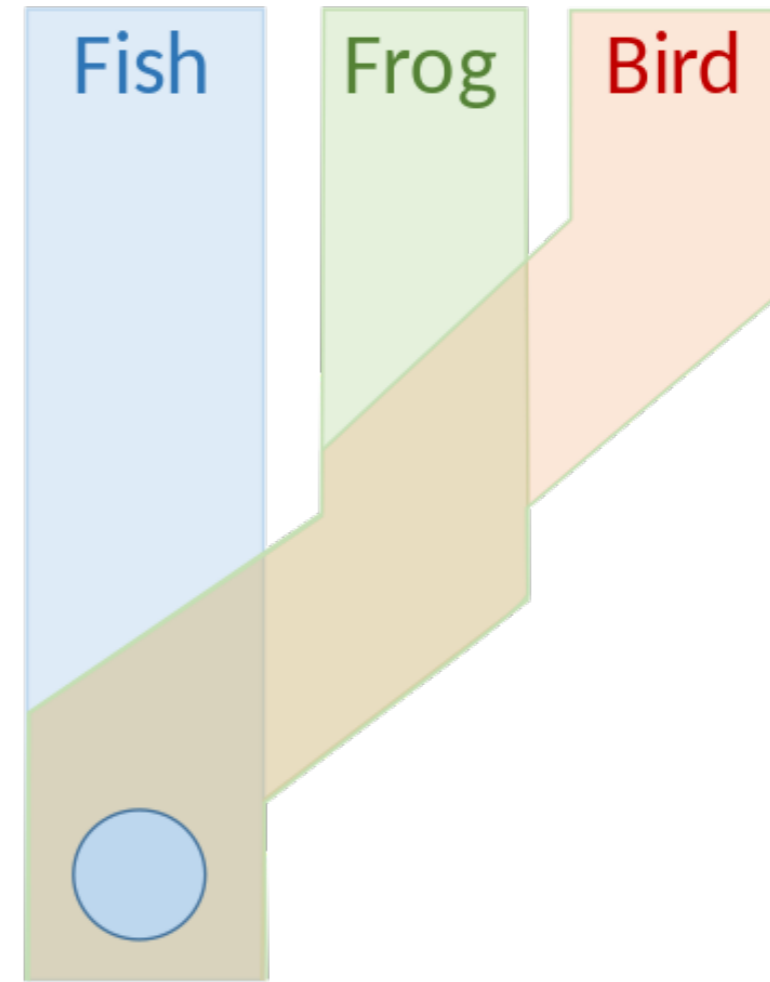
# Haeckel

Development stages recapitulate adult evolutionary stages



# Von Baer

No recapitulation: embryo's development increasingly diverse





-Herbert Spencer:

‘If there be an order in which the human race has mastered its various kinds of knowledge, there will arise in every child an aptitude to acquire these kinds of knowledge in the same order... **Education is a repetition of civilization in little**’.

1861, *Education*

-Αντικείμενο διαμάχης μεταξύ των ιστορικών αν και ο Δαρβίνος υιοθετούσε την θεωρία της **ανακεφαλαίωσης** και την ιδέα της **προόδου** στην εξέλιξη.

Mayr + Gould:

-ο Δαρβίνος δεν βλέπει την εξέλιξη ως προοδευτική και απορρίπτει την ιδέα της ανακεφαλαίωσης

-> οι εσφαλμένες αντιλήψεις του Haeckel περί ανακεφαλαίωσης, συνέπεια του γεγονότος ότι ήταν **νεο-Λαμαρκιανός**

-Αντιθέτως, σύμφωνα με τον Robert Richards, ο Δαρβίνος **υιοθετούσε και τις δυο ιδέες**

Richards:

Η σύνδεση μεταξύ εμβρυολογίας και μεταλλαγής των ειδών μέσω της ίδιας της λέξης 'evolution'.

Τον 18<sup>ο</sup> αιώνα, η λέξη χρησιμοποιείται από τους οπαδούς του προσχηματισμού  
-> **προσχηματισμός vs επιγένεση**

-για τους **προσχηματιστές**, η ανάπτυξη είναι στην ουσία **αύξηση** (homunculus η ακραία άποψη)

-για τους **επιγενετιστές**, ο οργανισμός αναπτύσσεται σταδιακά από μια **άμορφη ομοιογενή κατάσταση** σε μια **μορφοποιημένη και διαφοροποιημένη**.

-με την ανάπτυξη μιας υπερβατικής μορφής ανακεφαλαίωσης στην αρχή του 19<sup>ου</sup> αιώνα, η λέξη 'evolution' άρχισε να αναφέρεται στην ακολουθία των συμβάντων κατά την ανάπτυξη.

-ο Richards υποστηρίζει ότι όταν η ανακεφαλαίωση άρχισε να συνεπάγεται τη φυλογένεση, η λέξη 'evolution' πήρε και τις 2 σημασίες: εμβρυϊκή διαδοχή σταδίων + μεταλλαγή ειδών

(Lyell και Spencer χρησιμοποιούν τη λέξη 'evolution' για να περιγράψουν προοδευτικές αλλαγές προς όλο και αυξανόμενη πολυπλοκότητα)



-ο Δαρβίνος:

-στην *Καταγωγή* ο Δαρβίνος συζητάει τα **δεδομένα της συγκριτικής εμβρυολογίας** και αναγνωρίζει την ύπαρξη θεμελιωδών εμβρυολογικών χαρακτήρων κοινών σε μεγάλες ομάδες ζώων

-> θεωρεί ότι τα εμβρυολογικά χαρακτηριστικά αποτελούν **εξελικτικά κατάλοιπα** και διατηρούνται γιατί οι παραλλαγές πάνω στις οποίες δρα η φυσική επιλογή συμβαίνουν αργότερα στην ανάπτυξη.

‘This process, whilst it leaves the embryo almost unaltered, continually adds, in the course of successive generations, more and more differences to the adult’

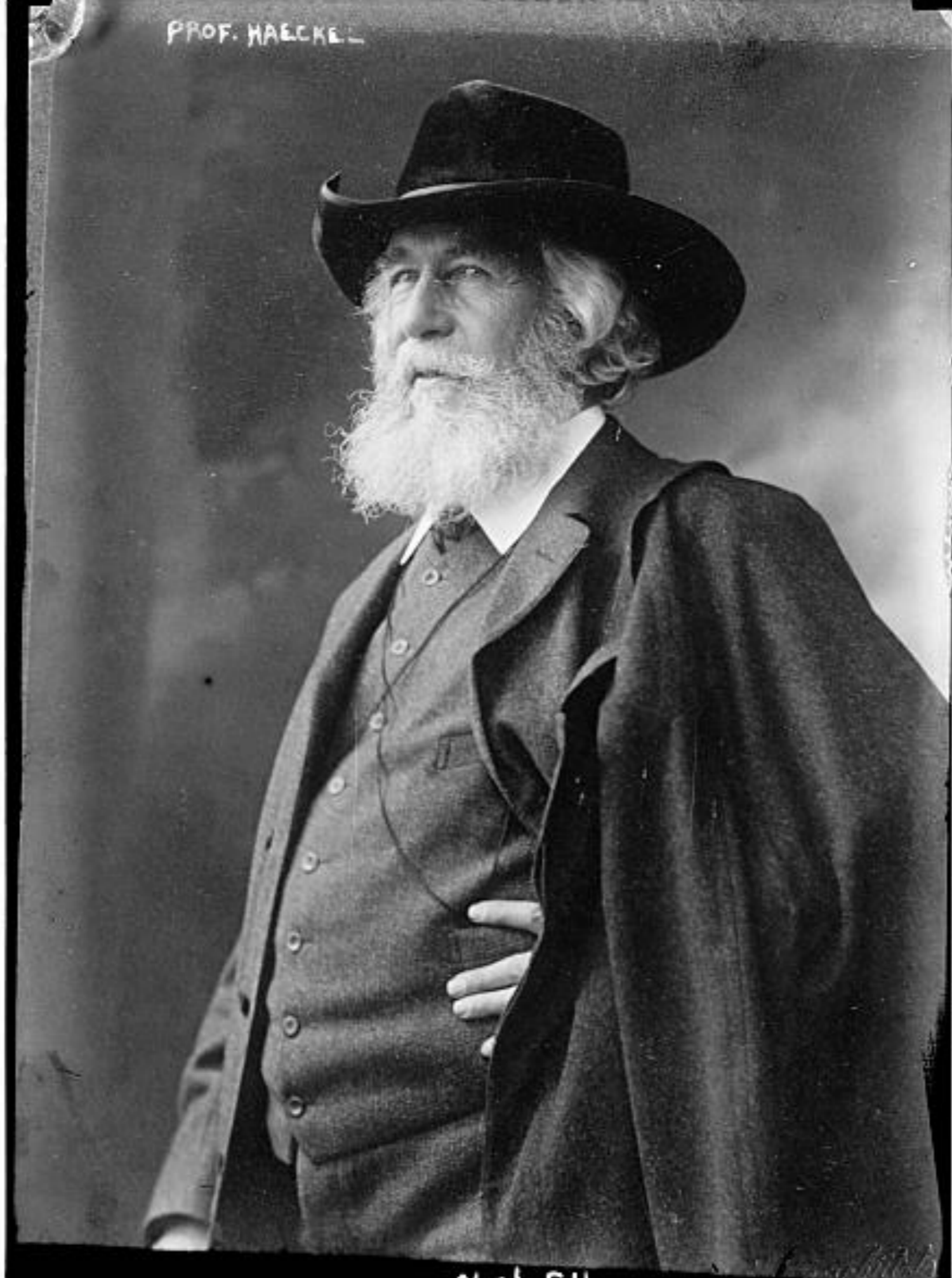
και άρα

‘the embryo comes to be left as a sort of picture, preserved by nature, of the ancient and less modified condition of each animal’

-άρα, και στον Δαρβίνο η οντογένεση ανακεφαλαιώνει την φυλογένεση.

-> για τον Richards, ο ανακεφαλαιωτισμός είναι κεντρικό στοιχείο της σκέψης του Δαρβίνου

PROF. HAECKEL



1139-11